

Recherches expérimentales sur le double accouplement et la double ponte de *Lasiocampa quercus* (Lépidoptères) et sur les conséquences génétiques qui en résultent

par

Dr Arnold PICTET

(Station de zoologie expérimentale de l'Université de Genève.)

SOMMAIRE:

	Pages
SUR L'ACCOUPLEMENT DES LÉPIDOPTÈRES EN GÉNÉRAL	449
LA FONCTION DE REPRODUCTION CHEZ LASIOCAMPA QUERCUS	453
Mode spécifique d'accouplement	453
Mode spécifique de ponte	455
EXPÉRIENCES RELATIVES AU DOUBLE ACCOUPLEMENT DE LASIOCAMPA QUERCUS	458
Expériences de croisement unilatéral et de bigamie	460
Expériences de biandrie	461
Y a-t-il eu double fécondation ?	462
RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS	465

SUR L'ACCOUPLEMENT DES LÉPIDOPTÈRES EN GÉNÉRAL.

On a surtout étudié l'accouplement chez les insectes du point de vue de leurs mœurs et de leurs instincts, tandis que la fécondation elle-même a principalement donné lieu à des études générales concernant des groupes ou des familles. Mais on n'a guère eu l'occasion de considérer les modes d'accouplement et de fécondation particuliers à certaines espèces ou à certains cas de croisements entre races. Il semble pourtant qu'une grande diversité de modes se rencontre sous ce rapport selon les diverses espèces.

Chez les lépidoptères, comme d'ailleurs chez la plupart des animaux, l'accouplement s'accompagne de préliminaires par lesquels le mâle cherche à prendre la femelle et sur lesquels H. GADEAU DE KERVILLE (1901) a publié une étude fort intéressante. La position du mâle par rapport à la femelle dans l'acte de l'accouplement, la durée du coït, le lieu ainsi que l'époque de la journée où il se produit offrent de nombreuses variantes suivant les espèces. On sait que certains Papillons, comme les Rhopalocères, volent et butinent tout en étant accouplés; tandis que dans la généralité des cas, les conjoints observent la plus grande immobilité. Chez les uns le coït dure une heure ou deux, chez d'autres il se prolongera davantage; parmi les Hétérocères, les uns s'accouplent en plein soleil, d'autres pendant la nuit.

Cependant, malgré la diversité des modes d'union, un phénomène semble commun à l'ensemble de l'ordre des Lépidoptères, c'est l'*attraction* qu'exerce la femelle vierge sur le mâle, parfois à grande distance. Cette attraction à distance, notamment chez les Bombycites, est bien connue des collectionneurs qui la mettent à contribution pour faire venir du dehors un mâle d'une espèce dont la femelle vient d'éclore dans leur laboratoire. FABRE a décrit l'arrivée en foule des mâles de *Saturnia pyri* dans la chambre où se trouvait une femelle. Nous-même, ayant avec nous une femelle vivante de *Lasiocampa quercus* dans le chemin de fer dans lequel nous voyageions, avons vu arriver, à l'une des stations, des mâles qui suivaient le train.

C'est l'odorat qui guide le mâle, dont l'olfaction, ainsi qu'on le sait, régie par le sens antennaire, lui permet de percevoir les émanations particulières qui se dégagent de l'extrémité de l'abdomen de la femelle. Les expériences de BALBIANI (V. HENNEGUY, 1904), de R. DUBOIS (1895), de GADEAU DE KERVILLE (1928), de STANDFUSS (1896), de E. PATIJAUD (1923) et de bien d'autres, ont nettement précisé le rôle de l'odorat dans l'accouplement des Lépidoptères.

Mais, contrairement à ce que l'on a longtemps cru, l'émission des émanations abdominales de la femelle ne cesse pas avec la perte de sa virginité, car on a vu des mâles être encore attirés par des femelles ayant déjà pondu ou ayant déjà été une première fois en copulation. H. FEDERLEY (1916) signale même la curieuse observation qu'il fit sur la persistance du pouvoir d'attraction d'une femelle de *Spilosoma mendica* qui, bien qu'à l'état de cadavre

depuis une année, possédait encore ce pouvoir, constaté par l'arrivée de mâles venus de loin auprès de ce cadavre.

La persistance du pouvoir d'attraction des femelles après la perte de leur virginité est à noter, puisqu'il permet l'accouplement d'un second mâle, c'est-à-dire la possibilité d'une double fécondation.

Bien entendu, le coït entre mâles et femelles de races différentes est très répandu, il l'est moins entre individus d'espèces différentes, quoique, chez les Sphingides et les Zygénides, l'hybridation interspécifique ait été constatée souvent. Il convient toutefois de dire que c'est la grande différence existant parfois entre la conformation des pièces de l'armure génitale des deux espèces qui constitue l'obstacle à leur accouplement et que celui-ci, dans certains cas où il a pu avoir lieu, entraîne la mort de la femelle, par le fait que le mâle, en se détachant, déchire complètement l'armure génitale de celle à qui il s'est uni, les organes chitineux des deux sexes n'étant pas constitués de façon suffisamment adéquate pour permettre une union facile.

Toutefois il est arrivé que des accouplements interspécifiques aient eu lieu avec succès. D'ailleurs l'attraction olfactive des mâles s'exerce parfaitement d'une espèce à une autre; c'est ainsi que nous avons vu accourir dans notre laboratoire, venant du dehors, un mâle de *Gastropacha trifolii*, attiré par une femelle de *Lasiocampa quercus* et s'accoupler sans hésitation avec elle. G. POSTEL (1906) a signalé de son côté un accouplement intergénérique entre *Thyatira batis* ♂ et *Cymatophora fluctuosa* ♀.

D'une façon générale, on admet que l'accouplement terminé, le mâle meurt et que la femelle cesse à son tour de vivre aussitôt après l'émission de ses derniers œufs. Toutefois de nombreuses exceptions à cette règle ont été enregistrées, notamment dans les cas où un mâle s'accouple une seconde fois, à plus forte raison une troisième fois. Plusieurs auteurs, en effet, ont signalé la polygamie de certains Papillons. BALBIANI vit le Ver à soie féconder plusieurs femelles, ce qui est souvent remarqué dans les magnaneries et STANDFUSS (1896) constata que les mâles de *Psyche apiformis* s'accouplent chacun avec deux femelles et qu'il n'est pas rare de constater le même phénomène avec *Spilosoma luctuosa*.

La polygamie est surtout très fréquente chez *Lymantria dispar* dont le mâle est certainement, parmi les Lépidoptères, celui qui fait preuve de la plus grande ardeur dans l'acte de l'accouplement.

Cette ardeur est telle que nous avons authentiquement vu, à plusieurs reprises, un mâle s'accoupler successivement avec 4 et même 5 femelles, même si l'une de ces dernières avait déjà pondu. C'est pourquoi, dans nos expériences de génétique avec cette espèce, avons-nous dû observer les plus grandes précautions pour ne laisser jamais un mâle, ne fut-ce qu'un instant, avec plusieurs femelles.

Toutefois, il ne faudrait pas s'imaginer, d'après ce que nous venons de voir, que la polygamie se rencontre chez un grand nombre d'espèces; celles chez qui cette habitude se pratique sont plutôt rares et, au cours de nos recherches avec un très grand nombre d'espèces, nous n'en avons rencontré que deux ou trois qui nous aient fourni des exemples de polygamie, même chez celles qui s'accouplent facilement en captivité.

La polyandrie se rencontre également, mais peu fréquemment chez les Lépidoptères et c'est chez *Bombyx mori* et *Lymantria dispar* que des cas de cette nature ont surtout été constatés. Nous avons enregistré celui d'une femelle de *Lymantria dispar* qui se laissa couvrir par 4 mâles successivement et une autre, par 3 mâles en même temps (un à gauche de la femelle, un à droite et le 3^{me} par dessus !) mais le plus souvent ce sont des cas de biandrie qui se sont présentés.

Des cas d'homosexualité se rencontrent également, mais cette question n'ayant pas d'intérêt avec le sujet que nous traitons, nous nous bornerons à dire que FÉRÉ (1898) et R. DUBOIS (1895) ont nettement constaté que les cas de perversion de l'instinct sexuel n'avaient jamais lieu lorsque des femelles se trouvaient avec les mâles.

On concevra que l'intérêt que peuvent présenter les unions polygames et polyandres réside dans la viabilité ou la non-viabilité des produits. L'étude du degré de fertilité de ces unions a bien donné lieu à quelques observations, mais il semble que dans la constatation de ces unions on ait un peu abusé du terme « fécondation ». Ainsi, lorsque BALBIANI affirme qu'il a vu des mâles de *Bombyx mori* « féconder » plusieurs femelles, nous ne pouvons le contredire, n'ayant pas expérimenté nous même ce cas avec le Ver à soie. Mais en comparant son affirmation avec les résultats de nos recherches sur *Lymantria dispar*, où nous avons constaté qu'un mâle ne peut féconder qu'une première femelle, il paraît évident qu'on a beaucoup exagéré la possibilité de fertilité des mâles dans leur second accouplement

Pour ce qui est de la polyandrie, on a fort peu de données sur le fait de savoir si le second mâle, voir le troisième, fécondent effectivement la femelle. Dans les cas de polyandrie, la femelle est, le plus souvent, capable d'émettre sa ponte, mais rien n'indique lequel des mâles l'a fécondée.

Aussi avons-nous pensé, ayant en mains un matériel de *Lasiocampa quercus* pouvant se prêter à des recherches de cette nature, chercher à élucider cette question en provoquant des unions bigames et biandres.

L'espèce *Lasiocampa quercus* observe, dans l'accouplement, une méthode qui n'a pas encore été signalée, à notre connaissance, chez d'autres espèces, à savoir que le mâle, dans les conditions naturelles, s'accouple toujours deux fois successivement avec la même femelle. En conséquence, ce mode d'union particulier se prête parfaitement à des recherches de bigamie en facilitant le second accouplement du mâle avec une seconde femelle, et de biandrie, en facilitant le remplacement après la première union, du premier mâle par un autre. Le degré de fertilité, dans chaque cas, a pu être régulièrement déterminé.

En outre, la ponte, chez *Lasiocampa quercus*, se fait selon un mode particulier, qui n'a également pas été signalé jusqu'à maintenant, et qui permet de récolter séparément les œufs de chaque accouplement.

Et comme la plupart de ces recherches ont pu être réalisées avec diverses races génétiques de *Lasiocampa quercus*, dont la constitution génotypique nous était exactement connue, nous avons pu en tirer des conclusions d'un certain intérêt concernant la viabilité des produits dans les cas de biandrie.

Ce sont les résultats de ces recherches qui font l'objet de ce travail.

LA FONCTION DE REPRODUCTION CHEZ LASIOCAMPA QUERCUS

MODE SPÉCIFIQUE D'ACCOUPLEMENT DU MÂLE.

Normalement, le mâle s'accouple deux fois successivement avec la même femelle. Nous avons fait cette observation dans une trentaine de cas en captivité et trois fois en liberté. Voici comment se présentent ces deux accouplements successifs:

Dans une éleveuse, se trouve une femelle vierge suspendue au plafond ou contre la paroi. Un mâle vierge est introduit; il va vers la femelle, se place contre elle à sa gauche et introduit son penis. Pour cette première union, il se trouve donc placé en dessous des ailes de gauche de la femelle et doit par conséquent, en vue d'atteindre l'orifice vaginal, courber l'extrémité de son abdomen à droite. La durée de cette première union, qui est variable et fonction de la température, peut se prolonger passablement par temps froid et durer 24 heures par $+ 10^{\circ}$. Mais par chaleur normale d'été, elle ne dépasse pas une demi-heure, le plus souvent elle dure une vingtaine de minutes.

Après quoi, le mâle se détache volontairement de la femelle, se place à quelque distance d'elle et reste dans la plus grande immobilité; la femelle elle-même ne quitte pas sa position primitive durant cette séparation, dont la durée, également fonction de la température, est normalement d'une vingtaine de minutes.

Puis le mâle revient vers la femelle, se place alors à la droite de celle-ci et copule pour la seconde fois. Pour cette seconde opération c'est donc sous les ailes de droite que s'est placé le mâle et c'est en conséquence à gauche qu'il doit courber l'extrémité de son abdomen pour atteindre l'orifice vaginal. Dans les deux accouplements, la pénétration du penis est constatée.

En liberté, nous avons pu observer quatre fois dans les circonstances suivantes, que le mode d'accouplement se pratiquait de la même façon que nous venons de voir: En vue d'obtenir un croisement entre des *Lasiocampa quercus* de la plaine et des individus de la race *alpina*, nous avons transporté avec nous des femelles de Genève dans les montagnes du Parc national et les avons placées dans des éleveuses portatives, dans les stations fréquentées par les mâles d'*alpina*. Par quatre fois un mâle ne tarda pas à arriver et à pénétrer sans hésitation dans l'éleveuse, par la porte momentanément ouverte pour cette destination et chaque fois nous avons pu constater le double accouplement.

Celui-ci s'observe donc aussi bien entre mâles et femelles de l'espèce *quercus*, qu'entre individus des races *spartii* (Allemagne), *callunae* (Ecosse), *sicula* (Sicile), *catalaunica* (Catalogne) et *alpina* (Alpes suisses); le mode est aussi exactement le même dans les croisements *quercus* $\times$ *alpina*, *quercus* $\times$ *spartii*, *quercus* $\times$ *callunae*, *spartii* $\times$ *callunae* et *spartii* $\times$ *sicula*.

Nous nous trouvons donc ainsi en présence d'un mode spécifique constant, par lequel le mâle s'accouple successivement deux fois avec la même femelle, une première fois en se plaçant à gauche, une seconde fois en se plaçant à droite de celle-ci.

On peut dès lors se demander quelle est la signification de ce double accouplement bilatéral, et si chacun a un pouvoir fécondant.

MODE SPÉCIFIQUE DE PONTE.

Entre les deux accouplements et jusqu'après la terminaison du second, la femelle reste immobile et ne pond rien. Mais, tout de suite après la seconde union, elle se met à voler, en abandonnant les uns à la suite des autres, ses œufs dans l'éleveuse, sur le plancher de laquelle ils rebondissent en tombant, comme des perles de verre jetées sur le sol. Cela dure une couple d'heures, après quoi la femelle reprend son immobilité contre la paroi et s'arrête complètement de pondre.

Cet arrêt, toutefois, n'a pas une durée toujours constante et l'on observera quelques légères variantes dont la cause, pouvant résulter de la température, semble plutôt être fonction de l'époque de la journée où s'est produit le double accouplement. Quoiqu'il en soit, il est manifeste que la femelle a interrompu sa ponte et qu'après un temps d'arrêt parfaitement défini, dont la durée, dans les cas normaux, est d'environ 1 à 3 jours, (jusqu'à 6 dans certains cas exceptionnels), elle la continue pendant les jours suivants, puis meurt après l'avoir achevée.

Cet arrêt dans la ponte de *Lasiocampa quercus* a été observé par nous plusieurs dizaines de fois et dans 23 cas nous avons noté exactement le nombre des œufs pondus avant et après l'arrêt. On trouvera le détail de ces 23 cas au Tableau 1. Ce mode de ponte a été constaté aussi bien avec des femelles des diverses races et de leurs hybrides, qu'avec l'espèce type, aussi bien dans les cas de croisements que dans ceux d'inbreeding, en liberté comme en captivité. Il s'agit donc bien là d'un mode constant, normal et régulier, qui divise nettement la ponte en deux portions espacées d'une façon si nette, que l'on peut parfaitement parler d'une double ponte des femelles de *Lasiocampa quercus*.

TABLEAU 1. — Détail de la ponte chez diverses races de *Lasiocampa quercus* montrant l'interruption entre la Ponte I et la Ponte II, et le nombre d'œufs pondus chaque fois.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
jours	quercus	quercus × alpina	quercus × alpina	quercus × alpina	alpina	alpina	alpina	alpina × quercus	alpina	spartii × quercus	spartii	spartii	spartii	spartii	callunae	callunae	sicula	sicula	sicula	alpina hybr.	alpina hybr.	alpina hybr.	alpina hybr.
	137	182	161	116	133	140	142	99	133	72	212	163	139	107	143	56	102	56	175	72	62	131	139
1 ^{er}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	15	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	12
2 ^{me}	—	18	—	—	21	—	5	—	—	10	—	—	23	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10
3 ^{me}	—	8	—	—	8	—	1	—	—	5	22	—	9	4	—	—	—	—	—	—	—	14	8
4 ^{me}	—	2	—	—	11	22	4	28	22	11	10	22	6	14	—	—	—	—	—	—	—	10	2
5 ^{me}	25	1	—	—	41	9	—	32	8	11	3	29	6	14	—	—	6	—	10	—	12	2	5
6 ^{me}	10	1	—	—	5	6	—	2	10	8	10	16	1	1	—	3	4	3	2	11	2	10	8
7 ^{me}	1	—	+	—	4	—	—	2	1	14	11	7	7	2	1	3	4	18	2	4	2	3	6
8 ^{me}	16	1	—	—	—	—	2	2	4	17	2	7	3	2	1	18	6	4	—	5	2	7	—
9 ^{me}	4	—	—	—	—	3	3	12	4	10	8	2	—	2	1	4	2	—	—	5	—	1	—
10 ^{me}	2	—	—	—	—	+	1	1	—	1	1	—	+	+	—	4	—	—	+	—	—	—	3
11 ^{me}	—	+	—	—	+	—	+	+	+	—	3	—	—	—	—	—	—	3	+	—	+	+	—
12 ^{me}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
13 ^{me}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
14 ^{me}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
15 ^{me}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
16 ^{me}	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Totaux	197	212	161	116	183	187	163	179	182	163	285	239	188	132	146	85	153	84	187	97	82	177	185

TABLEAU 2. — Détail de la double ponte chez diverses races de *Lasiocampa quercus*.

	Accouplements	Ponte I		Interup- tion jours	Ponte II		Total
		date	nombre d'œufs		durée du	au nombre d'œufs	
1	quercus × quercus	28.8.10	137	3	31.8—7.9	60	197
2	quercus × alpina	18.7.26	182	1	19.7—24.7	30	212
3	quercus × alpina	22.7.26	161	—	—	0	161
4	quercus × alpina	24.7.26	116	—	—	0	116
5	alpina × alpina	7.7.26	133	2	9.7—17.7	50	183
6	alpina × alpina	15.7.27	140	3	19.7—24.7	47	187
7	alpina × alpina	5.7.27	142	1	7.7—15.7	21	163
8	alpina × quercus	14.7.27	99	3	17.7—24.7	80	179
9	alpina × alpina	20.2.28	133	3	24.2—1.3	49	182
10	spartii × quercus	3.5.09	72	2	5.5—13.5	91	163*
11	spartii × spartii	28.9.10	212	2	30.9—8.10	73	285
12	spartii × spartii	11.6.09	163	1	13.6—20.6	76	239
13	spartii × spartii	22.8.09	139	3	24.8—31.8	49	188
14	spartii × spartii	19.9.09	107	3	23.9—28.9	11	132
15	callunae × quercus	19.7.10	163	6	25.7—28.7	3	146
16	callunae × callunae	13.9.10	56	5	18.9—24.9	29	85
17	sicula × sicula	8.9.10	102	2	11.9—28.9	51	153
18	sicula × sicula	13.9.10	56	5	18.9—23.9	28	84
19	sicula × sicula	13.9.10	175	4	18.9—19.9	12	187
20	alpina hybrides	31.1.29	72	5	4.2—9.2	25	97
21	alpina hybrides	10.2.29	62	3	14.2—18.2	20	82
22	alpina hybrides	27.6.29	131	2	30.6—6.7	46	177
23	alpina hybrides	28.6.29	139	1	29.6—7.7	46	185

Pour ce qui est de la seconde catégorie de la ponte, celle-ci s'échelonne sur plusieurs jours, avec émission variable du nombre d'œufs, mais généralement sans arrêt jusqu'à la mort de la pondeuse.

On trouvera au Tableau 2, p. 457, le détail des 23 accouplements et l'indication du nombre d'œufs de chacune des pontes. On remarquera que la durée de la seconde ponte varie également dans une certaine mesure. On notera aussi que c'est pendant les mois à température moins élevée que la femelle met le plus de temps à se débarrasser du solde de ses œufs.

Nous avons dit que la seconde ponte semble interrompue par la mort de la femelle. C'est en effet ce que nous avons constaté dans quelques cas en ouvrant des abdomens dans lesquels nous avons trouvé qu'il restait un petit nombre d'œufs qui auraient pu être pondus si la femelle n'avait cessé de vivre. Ainsi que nous le verrons plus loin, il convient de retenir cette observation.

Résumant les faits qui viennent d'être énoncés, nous concluons que la fonction de reproduction chez *Lasiocampa quercus* se fait par le moyen d'un double accouplement du même mâle et de la même femelle, suivi d'une double ponte. Il convient de rechercher si la double ponte est en relation avec le double accouplement et si la seconde union a également un pouvoir fécondant.

EXPÉRIENCES RELATIVES AU DOUBLE ACCOUPLEMENT DE LASIOCAMPA QUERCUS.

Ces expériences sont résumées au Tableau 3, p. 459; elles ont été pratiquées avec des Papillons hybrides provenant du croisement *quercus* qq $\times$ *alpina* QQ et répondant par conséquent à la formule Qq.

Les quatre premiers accouplements constituent des expériences de contrôle. Les femelles 1, 2, 3 et 4 ont été couvertes, respectivement, chacune avec un mâle et l'accouplement a eu lieu à gauche la première fois puis à droite, selon le mode normal; la femelle a ensuite pondu en deux séries, avec interruption, le début de la ponte ayant eu lieu immédiatement après le second accouplement. Cela confirme que les hybrides *quercus alpina* se comportent dans l'acte de la reproduction, de la même façon que l'espèce type.

Comme seconde donnée de contrôle, nous prendrons l'exemple du

TABLEAU 3. — Expériences d'accouplement unilatéral, de bigamie et de biandrie.

Accouplement	date de l'accouplement	Côté de la femelle	début de la première ponte	nombre d'œufs		Total	Observations
				Ponte I	Ponte II		
<i>Accouplements de contrôle.</i>							
♂1 × ♂1	31.1.29	d.	31.1.29	72	25	97	Fécondés
♀2 × ♂2	10.2.29	d.	10.2.29	62	20	82	Fécondés
♀3 × ♂3	28.6.29	d.	28.6.29	131	46	175	Fécondés
♀4 × ♂4	29.6.29	d.	29.6.29	139	46	185	Fécondés
<i>Expériences d'accouplement unilatéral et de bigamie.</i>							
♀5 × ♂5	26.6.29	—	1.7.29	81	0	81	Fécondés
♀6 × ♂6	5.7.29	—	9.7.29	139	48	187	Fécondés
♀7 × ♂6	6.7.29	d.	6.7.29	72	—	72	Non-fécondés
♀8 × ♂8	7.7.29	—	13.7.29	88	27	115	Fécondés
♀9 × ♂8	9.7.29	d.	9.7.29	139	—	139	Non-fécondés
<i>Expérience de biandrie.</i>							
♀10 × ♂10	13.7.29	—	17.7.29	58	—	263	Fécondés
♀10 × ♂11	18.7.29	d + d.	18.7.29	—	159		Fécondés
			ponte suppl.	—	55		Non-fécondés

N.-B. On remarquera que lorsque l'accouplement à droite n'a pas lieu, le début de la ponte est retardé.

comportement d'une femelle laissée vierge toute sa vie. Nous avons eu au moins cinquante fois l'occasion d'observer ce comportement qui est le suivant : Dès la sortie du cocon la femelle reste dans une immobilité complète qui dure de cinq à douze jours suivant la température, après quoi seulement elle se met à voler et à émettre ses œufs. Ainsi, lorsqu'il y a accouplement, la ponte a lieu immédiatement après, tandis que sans accouplement, la femelle attend plusieurs jours avant d'émettre ses œufs.

EXPÉRIENCES DE CROISEMENT UNILATÉRAL ET DE BIGAMIE

Les femelles 5, 6 et 8 sont mises respectivement en présence des mâles 5, 6 et 8; dans chacun de ces trois cas, le mâle est enlevé de l'éleveuse dès sa première union en sorte que les femelles 5, 6 et 8 n'ont été couvertes qu'à gauche. Le résultat est que ces trois femelles, au lieu de débiter dans l'acte de ponte immédiatement, attendent 5 à 6 jours avant d'émettre leurs œufs. Ceux-ci sont tous viables.

Dores et déjà l'accouplement à droite n'est pas nécessaire à la fécondation, et si nous comparons ces résultats avec le cas de la ponte de femelles vierges, qui attendent plusieurs jours avant d'émettre leurs œufs, nous avons déjà la preuve que l'accouplement à droite n'a d'autre but que d'accélérer la ponte.

Les deux expériences que voici sont des expériences de bigamie.

La femelle 7, vierge, est mise en présence du mâle 6 qui ne l'est plus puisqu'il a déjà fécondé la femelle 6. Dès que les deux nouveaux conjoints sont mis en présence, le mâle 6 se rend vers la femelle 7 et s'accouple immédiatement à droite, en négligeant le côté gauche. La même expérience est pratiquée avec la femelle 9 et le mâle 8 qui a déjà fécondé une précédente femelle et celui-ci couvre sa seconde femelle également d'emblée à droite, sans la couvrir à gauche.

Ces deux femelles n'ayant été couvertes qu'à droite le résultat en est qu'elles pondent immédiatement; mais les œufs ne sont pas fécondés, puisque l'union à gauche, qui a seule le pouvoir fécondant, n'a pas eu lieu; cela ne signifie pas que le mâle aurait épuisé ses spermatozoïdes lors de son accouplement avec la première femelle; au cas où il en eût été encore pourvu, leur action eût été nulle au côté droit.

EXPÉRIENCE DE BIANDRIE

C'est la femelle 10 qui a donné lieu à cette expérience. C'est malheureusement la seule que nous ayons pu réaliser d'une façon complète¹, les deux mâles qui ont servi à cet essai étant les derniers de la série de cocons que nous avions alors en possession.

La femelle 10, vierge, est mise en présence du mâle 10, vierge aussi; celui-ci s'accouple comme de juste immédiatement à gauche. Dès sa désunion du côté gauche, il est enlevé de l'éleveuse. Toutefois la femelle ne commence à pondre ses œufs que cinq jours après; ainsi que nous l'avons déjà remarqué, cette attente est due au fait que le coït à droite n'a pas eu lieu. Elle pond 58 œufs, après quoi elle s'arrête dans cette fonction et s'immobilise. Ces 58 œufs constituent donc la première ponte; ils sont fécondés.

A cette époque éclôt alors le mâle 11, lequel, dès son éclosion et par conséquent vierge est mis en présence de la femelle 10. Dès l'introduction de ce second mâle dans l'éleveuse, celui-ci va bien directement vers le côté gauche de la femelle, où il manifeste quelque hésitation, mais sans s'unir à elle de ce côté-là; il s'unit en premier lieu à droite, pendant un quart d'heure environ; après quoi il se désunit et après quelques minutes de séparation revient vers la femelle et s'accouple pour la seconde fois à droite.

Après ce second accouplement à droite, la femelle se remet immédiatement à pondre une seconde partie de ses œufs, soit 150, qui sont fécondés, s'arrête deux jours, puis pond encore 55 œufs, qui ne sont pas fécondés.

Nous nous trouvons ici en présence d'un cas de modification de l'instinct sexuel masculin. En effet, normalement, la femelle reçoit le mâle successivement à gauche et à droite et l'instinct du mâle concorde avec ce double accouplement. Mais voici maintenant un mâle vierge mis en présence d'une femelle ayant déjà été fécondée à gauche par un précédent conjoint. Le premier mouvement du second mâle est, conformément à l'habitude de l'espèce, de se

¹ En 1926, nous avons obtenu 3 accouplements de femelles de *quercus* dont les cocons avaient été portés au Parc national, où, étant écloses, elles attirèrent les mâles de la race *alpina*. Un de ces mâles après le premier accouplement, s'échappa de la boîte qui avait été renversée par le vent et fut ensuite remplacé par un autre. Toutefois il ne nous fut pas possible, dans ce cas, d'observer exactement les faits.

précipiter à gauche de la femelle. Mais on le voit alors hésiter; il semble qu'il y ait un empêchement à une seconde union à gauche. Aussi le second mâle s'accouple-t-il d'emblée à droite, ce qui constitue une dérogation au mode spécifique qui commence toujours par la gauche. Puis le mode habituel masculin de l'espèce étant de s'accoupler deux fois, le mâle s'unit pour la seconde fois, mais encore à droite. Dans ce cas c'est l'état de la femelle au moment de la copulation qui dirige le comportement anormal du mâle.

En résumé, la femelle 10 a pondu:

58 œufs à la suite de l'union avec le premier mâle.

150 et 55 à la suite de l'union avec le second mâle.

Les 58 œufs ont été pondus sans la copulation à droite, cas semblable à celui des femelles 5, 6 et 8; ces 58 œufs constituent la ponte I. Quant aux 150 œufs, leur émission a suivi immédiatement l'union à droite (avec le second mâle); comme il y a eu un arrêt entre la ponte des 58 œufs et celle des 150, il semble évident que ces derniers constituent la ponte II, déclenchée par l'accouplement à droite du second mâle. Pour ce qui est des 55 œufs formant une ponte supplémentaire, leur émission semble avoir été déclenchée par le deuxième coït à droite. Ils n'ont d'ailleurs pas été fécondés, bien que le mâle fut vierge.

Y A-T-IL EU DOUBLE FÉCONDATION ?

Dans le cas de la femelle 10, les 58 œufs de la ponte I ont indubitablement pour père le mâle 10, puisqu'ils ont été pondus avant l'union avec le mâle 11.

Mais, quant aux 150 œufs de la ponte II, émis après l'union avec le second mâle, quel en est le père ? Ont-ils été fécondés par le second mâle, ou bien celui-ci, qui ne s'est accouplé qu'à droite, n'a-t-il fait que provoquer la ponte du solde des œufs fécondés par le premier mâle ?

On conçoit toute l'importance que peut avoir cette question du point de vue génétique, si, une femelle s'étant unie successivement avec deux mâles, chacun d'eux pouvait féconder sa part d'œufs respective. Si tel était le cas, par exemple dans une population polymorphe, où les deux mâles appartiendraient à deux races génétiques différentes, la descendance ne serait plus conforme aux proportions mendéliennes. Cela pourrait être le cas dans les régions

de moyenne altitude où la race *alpina* Frey voisine avec l'espèce typè: une femelle *quercus* pourrait être couverte une première fois par un mâle *quercus*, puis une seconde fois par un mâle *alpina*, et, au cas où chacun des mâles pourrait féconder sa part d'œufs respective, la femelle *quercus* aurait pour descendants à la fois des *quercus* et des *alpina*. Tandis que si seul le premier mâle eût técondé toute la ponte, celle-ci n'eût comporté que des *quercus*.

Il va bien sans dire que nous avons essayé de provoquer un seul accouplement à droite par un mâle vierge en le plaçant d'emblée à droite de la femelle et en le maintenant dans cette position; mais nos essais furent vains, ce qui eut au moins cet avantage de confirmer ce que l'on sait sur la persistance des instincts fixés dans le patrimoine héréditaire de l'espèce.

Dans le cas de la femelle 10, le second mâle, lui, est vierge et il déverse ses spermatozoïdes dans son coït à droite. La question qui se pose est donc de savoir si ces spermatozoïdes ont atteint des œufs déjà fécondés ou bien un restant d'ovules ?

Une expérience de génétique eut permis de résoudre cette question. C'eût été de faire couvrir une femelle de *quercus* homozygote récessive qq, à gauche par un mâle de même formule et à droite par un mâle d'*alpina* homozygote dominant QQ, puis d'élever séparément les deux pontes. Dans le cas d'une double fécondation, la première ponte ne comporterait que des *quercus* qq et la seconde des *alpina* hétérozygotes Qq, tandis que dans le cas où le second mâle ne ferait que provoquer la ponte des œufs fécondés par le premier, les deux pontes seraient des *quercus* qq. Mais le matériel approprié nous ayant fait défaut, nous n'avons pu réaliser cet essai jusqu'à maintenant.

A défaut de cette expérience, l'examen anatomique de la femelle nous fournira de bonnes indications.

Le mode du double accouplement bilatéral est spécifique, c'est à dire qu'il est pratiqué de cette façon par tous les *Lasiocampa quercus* et par les races et les hybrides de cette espèce (voir p. 453). Il a donc sa raison d'être, et si, en s'unissant deux fois consécutivement avec une même femelle, un mâle la féconde à gauche et provoque la ponte par son second coït à droite, c'est que cette habitude est motivée par la conformation anatomique de l'espèce.

Comme chez la plupart des Lépidoptères, le système génital de la femelle comporte deux orifices, l'orifice vaginal par lequel a lieu

le coït et l'orifice de ponte par lequel les œufs sont extériorisés. L'orifice vaginal correspond directement avec la poche copulatrice qui reçoit les spermatozoïdes, puis, de cette poche, ceux-ci sont assemblés dans le réceptacle séminal, devant l'orifice duquel descendent successivement les ovules qui sont alors fécondés les uns après les autres lors de leur passage devant cet orifice. Les œufs sont ensuite dirigés le long du canal du réceptacle séminal qui, lui-même, se termine par l'orifice de ponte.

Nous avons là un système bilatéral, avec un orifice de pénétration du sperme d'un côté de l'extrémité de l'abdomen et un autre orifice pour l'émission des œufs situé de l'autre côté. Ces deux orifices sont très rapprochés l'un de l'autre; mais si rapprochés soient-ils, l'étude anatomique montre nettement que l'orifice vaginal est situé à gauche et l'orifice de ponte à droite. Cette conformation est donc absolument adéquate avec le mode d'accouplement des *Lasiocampa quercus* et s'il est certain que le premier coït (à gauche) se fait par l'orifice vaginal, et autrement il n'aurait pas sa raison d'être, il y a tout lieu de croire que le second coït (à droite) se fait par l'orifice de ponte, car autrement, quelle raison le mâle aurait-il de changer de position ?

Les expériences avec les femelles 7 et 9 montrent que le mâle, même s'il n'a pas épuisé ses spermatozoïdes lors de la première union, n'a pas d'action fécondante à droite. D'autre part nous avons vu que l'accouplement à droite est nécessaire à la ponte immédiate et qu'il n'a d'autre fonction que celle d'accélérer le mécanisme de la ponte. Il agit alors vraisemblablement sur l'orifice de ponte pour en dilater le sphincter ou provoquer une excitation musculaire accélératrice. Dans les cas où l'union à droite n'a pas lieu (femelles 7 et 9 et femelles vierges) et où le début de la ponte est considérablement retardé, c'est le temps qui alors permet l'émission des œufs par relâchement musculaire.

Pour ce qui est de la femelle 10, elle a reçu à gauche un mâle vierge et à droite un second mâle, vierge également; ce dernier ne l'ayant couverte qu'à droite a donc fort probablement injecté son sperme par l'orifice de ponte et ses spermatozoïdes se sont alors perdus sur des œufs déjà fécondés par le premier mâle.

La preuve s'en trouve encore fournie par le fait suivant :

La femelle 10 a donc été couverte trois fois, une fois par le premier mâle à gauche (fécondation), une seconde fois par le second mâle,

à droite (accélération de la ponte) et une troisième fois, par le second mâle, à droite également: ce troisième coït a provoqué l'émission d'une troisième ponte supplémentaire de 55 œufs, lesquels n'ont pas été fécondés. Or si le second mâle avait eu le pouvoir fécondant à droite, il est certain que ces 55 œufs eussent été fécondés.

Nous pouvons donc conclure de ce qui précède que, dans le cas de l'accouplement d'une femelle de *Lasiocampa quercus* par deux mâles, le coït du premier seul féconde, tandis que le coït du second ne fait que provoquer la ponte des œufs fécondés par le premier.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.

Normalement, le mâle de *Lasiocampa quercus* s'accouple deux fois successivement avec la même femelle, une première fois en se plaçant à sa gauche, puis, après s'être détaché d'elle et s'en être éloigné une vingtaine de minutes, une seconde fois en se plaçant à sa droite. Dans les deux cas, la pénétration du pénis est constatée.

Ces observations ont été faites un très grand nombre de fois, en liberté comme en captivité, avec diverses races de *Lasiocampa quercus* et leurs hybrides.

Entre les deux accouplements, et jusqu'à la terminaison du second, la femelle reste immobile, mais elle commence à pondre immédiatement après la seconde désunion. Elle pond, le premier jour, une première série, le plus généralement les trois quarts ou la moitié de sa ponte totale, après quoi elle s'arrête complètement de pondre pendant une ou deux journées et même davantage; ce n'est qu'après cet arrêt, pendant lequel elle observe la plus grande immobilité, que la femelle termine l'émission du solde de ses œufs, qui se répartit alors sur quelques jours. Les œufs des deux séries sont fécondés. Cette interruption constitue une méthode générale. (Voir Tableaux 1 et 2).

Ainsi, la fonction de reproduction chez *Lasiocampa quercus* se fait par le moyen d'un double accouplement du même mâle et de la même femelle, suivi d'une double ponte.

En liberté, pendant l'interruption de ponte, un second mâle peut parfaitement venir à son tour couvrir la femelle. Nous avons observé le phénomène chez plusieurs espèces, dont en particulier *Nemeophila plantaginis* et, en captivité avec *Lymantria dispar*, *Arctia caja*, etc. Ce second coït a-t-il un pouvoir fécondant ? Nous avons discuté les conséquences génétiques qui résulteraient du cas où, un second mâle venant couvrir une femelle déjà préalablement couverte par un premier conjoint, chacun eût fécondé sa part d'œufs respective. Il reste également à savoir si un même mâle, ainsi que l'affirme BALBIANI en ce qui concerne les Vers à soie, peut féconder deux femelles.

Nos expériences, dont on trouvera le détail et les résultats au Tableau 3, démontrent que chez *Lasiocampa quercus* :

1. Seul l'accouplement à gauche a le pouvoir fécondant.
2. L'accouplement à droite n'a d'autre but que de provoquer la ponte des œufs fécondés par l'union à gauche.
3. Le début de la ponte suit immédiatement l'union à droite. Lorsque celle-ci a été expérimentalement supprimée, par l'éloignement du mâle après le premier coït, la femelle attend 5 à 6 jours avant de débiter dans l'acte de ponte; les œufs sont quand même fécondés.
4. Un mâle qui a fécondé une première femelle peut s'accoupler avec une seconde, mais n'a plus le pouvoir de la féconder¹, parce qu'il s'accouple seulement à droite avec la seconde femelle et que seul le coït à gauche, pratiqué par l'orifice vaginal, à la pouvoir fécondant; la femelle pond alors immédiatement des œufs qui ne sont pas fécondés.

¹ Cette observation se rapporte à *Lasiocampa quercus*; nous avons vu que *Lymantria dispar* mâle ne peut également féconder qu'une première femelle. Toutefois il est établi que, chez d'autres espèces, un mâle peut parfaitement féconder deux femelles. Ce serait le cas des vers à soie (BALBIANI); nous avons constaté le même cas avec *Arctia caja*: un mâle de cette espèce, éclos le 26 avril 1926, a fécondé une première femelle le 28, qui a pondu en deux fois, avec interruption de 4 jours après la première émission, 1076 œufs viables. Le 30 avril, ce même mâle a couvert une seconde femelle qui a pondu, comme la précédente, avec une interruption entre les deux émissions, 1284 œufs, viables également; cela montre que le mâle n'a pas épuisé ses spermatozoïdes lors du premier coït. Dans le cas de *Lasiocampa quercus*, il se peut qu'il ne les ait pas non plus épuisés; mais comme il ne s'accouple avec la seconde femelle qu'à droite, il ne peut ainsi la féconder, seul le coït à gauche ayant le pouvoir fécondant.

5. Pour ce qui est du cas où un second mâle, vierge, vient couvrir une femelle ayant déjà reçu la visite d'un premier, et cela pendant l'arrêt de ponte, il est démontré que, malgré sa virginité ce second mâle ne féconde pas le solde des œufs restant à émettre, mais qu'il ne fait que provoquer la ponte des œufs fécondés par le premier. D'ailleurs, dans ce cas, le second conjoint ne s'unit pas à gauche (côté où s'est faite la fécondation par le premier), mais seulement à droite (côté qui provoque la ponte). L'habitude de l'espèce étant de pratiquer deux fois le coït, il s'accouple une seconde fois, encore à droite, ce qui a pour effet de provoquer une troisième ponte supplémentaire, laquelle n'est pas fécondée.

6. Une étude anatomique de la constitution des organes reproducteurs de la femelle laisse entrevoir que le premier coït, à gauche, (fécondation), se fait bien par l'orifice vaginal qui est situé à gauche de l'extrémité abdominale et que le second coït, à droite (accélération de la ponte) aurait vraisemblablement lieu par l'orifice de ponte, situé à droite du précédent et dont il dilaterait le sphincter. Dans les cas où l'union à droite n'a pas lieu (début de la ponte retardé), c'est le temps d'attente qui, par relâchement musculaire, semble remplacer l'effet du second coït.
